



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/>
Eprints ID : 9628

To cite this version : Chauvet, Eric *De la biologie des hyphomycètes aquatiques à l'écologie des rivières*. (1992) *Cryptogamie. Mycologie.*, 13 (3). pp. 203-214. ISSN 0181-1584

Any correspondence concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@listes-diff.inp-toulouse.fr

DE LA BIOLOGIE DES HYPHOMYCÈTES AQUATIQUES A L'ÉCOLOGIE DES RIVIÈRES

Eric CHAUVET

Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables (CNRS)
29, rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse Cedex.

RÉSUMÉ - Les hyphomycètes aquatiques sont distribués à travers le monde entier dans les eaux continentales, principalement courantes. Ces champignons produisent de nombreuses conidies dont la morphologie est typiquement adaptée à la colonisation des substrats submergés dans les rivières. La répartition des espèces et la composition des communautés sont surtout influencées par la température et la qualité de l'eau, mais probablement aussi par d'autres facteurs tels que l'altitude et la nature de la végétation riveraine. Les hyphomycètes aquatiques sont impliqués dans la décomposition des litières, processus majeur du fonctionnement écologique des rivières. Ces champignons possèdent des enzymes de type cellulase, phénol-oxydase, pectinase, lipase, protéase et amylase. Leur activité provoque le "conditionnement" et la macération du matériel végétal, entraînant à la fois une assimilation accrue des litières par les invertébrés aquatiques et la libération d'une matière organique particulaire fine.

ABSTRACT - Aquatic hyphomycetes are found throughout the world in continental, mostly running waters. These fungi produce a great number of conidia whose morphology is well adapted to the colonization of substrata submerged in streams. The distribution of aquatic hyphomycete species and the composition of communities are mainly influenced by the temperature and the water quality of rivers, but are possibly controlled by other environmental factors (e.g. the altitude and the nature of the riparian vegetation). Aquatic hyphomycetes are involved in litter decomposition which is a key process in river functioning. The enzymatic equipment of these fungi include cellulase, phenol oxydase, pectinase, lipase, protease and amylase. Their activity cause the conditioning and the maceration of plant matter resulting both in an enhanced assimilation by stream invertebrates and in the release of fine particulate organic matter.

MOTS CLÉS : hyphomycètes aquatiques, décomposition, écologie, mycologie.

LES HYPHOMYCETES AQUATIQUES

L'étude des hyphomycètes aquatiques a connu un essor singulier après les premiers travaux d'Ingold (1942) et, surtout dans le domaine écologique, depuis le début des années 1970 (Bärlocher & Kendrick, 1974; Kaushik & Hynes, 1968, 1971; Suberkropp & Klug, 1976; Triska 1970). Dans le même temps, des progrès considérables ont été faits dans la connaissance systématique de ce groupe de champignon et dans la découverte de nouvelles espèces. Ainsi, seule une quinzaine d'espèces était connue il y a 50 ans alors que désormais près de 300 espèces d'hyphomycètes aquatiques sont signalées à travers le monde, la moitié d'entre-elles ayant été découverte au cours des dix dernières années (Descals, comm. pers.; Webster & Descals, 1981). Si plusieurs auteurs préfèrent

parler de champignons Ingoldiens (Bärlocher, 1982; Webster & Descals, 1981) c'est parce que le groupe de champignons étudié par Ingold correspond à une certaine entité biologique et écologique, tandis qu'il est hétérogène du point de vue systématique puisqu'il renferme de nombreux Champignons Imparfaites, des Ascomycètes et quelques Basidiomycètes. En fait, on découvre régulièrement les relations existant entre les stades anamorphes et téléomorphes de champignons Ingoldiens. En 1979, Webster et Descals signalaient déjà douze espèces dont les stades conidiens et sexués avaient été mis en évidence. Depuis, de nouvelles connexions ont été signalées (p. ex., Abdullah et al., 1981; Webster et al., 1991). Dans ce sens, la classification actuelle des espèces anamorphes, basée sur la différenciation des espèces et des genres par les caractères de la conidiogénèse et de la morphologie conidienne, n'est pas satisfaisante et sera assurément reconsidérée par les taxonomistes dans quelques années.

Caractères biologiques

La biologie de ces champignons est caractérisée par une sporulation typiquement aquatique, bien que plusieurs cas de sporulation en milieu terrestre aient été signalés (p. ex., Bandoni, 1981; Sridhar & Kaveriappa, 1987). Ainsi, dans des boisements riverains plus ou moins éloignés de la rivière ces champignons peuvent être présents et même sporuler spontanément. Néanmoins les conidies des champignons Ingoldiens présentent une morphologie particulière, favorable à la colonisation des substrats aquatiques. Cette adaptation au milieu aquatique est d'ailleurs l'un des éléments permettant de définir les champignons Ingoldiens (Descals & Chauvet, 1992). La morphologie conidienne la plus caractéristique est le type tétraradié, représenté par le genre *Lemonniera* (p. ex. *L. centrosphaera* Marvanová, planche 1). Le second type le plus fréquent est la forme sigmoïde, illustrée par *Flagellospora curvula* Ingold. Mais les conidies de certaines espèces peuvent être également globuleuses, de forme ramifiée (*Varicosporium giganteum* Crane) ou de morphologie plus variée (*Gyoerffyella gemellipara* Marvanová, planche 1). L'illustration des conidies des espèces du sud-ouest de la France (cf. Chauvet, 1990) suggère que l'identification peut être facilement basée sur la morphologie conidienne. Mais si la distinction de nombreuses espèces est relativement aisée, la détermination de certaines d'entre-elles requière l'isolement en culture pure et l'observation de la conidiogénèse.

Comparées aux spores de forme sphérique ou ovoïde, la plupart des conidies d'hyphomycètes aquatiques sont adaptées à la colonisation, c'est-à-dire à une stabilisation et une germination rapides sur les substrats immergés (Read et al., 1990; Webster, 1959; Webster & Davey, 1984). On a pu montrer en outre que ces conidies étaient préférentiellement piégées dans l'écume qui flotte fréquemment à la surface des cours d'eau (Iqbal & Webster, 1973). Ce phénomène a été mis en évidence chez des espèces aux conidies tétraradiées dont les bras sont probablement attirés vers la surface des micro-bulles de l'écume par des phénomènes de tension superficielle. Cependant l'écume de certaines rivières renferme un faible pourcentage de grandes conidies tétraradiées en comparaison des sporulations observées sur les litières dans le fond de ces rivières (Chauvet, 1992) et présente à l'inverse une proportion élevée de conidies vermiformes ou globuleuses (*Anguillospora crassa* Ingold, *Goniopila monticola* (Dyko) Marvanová et Descals). La morphologie des conidies pourrait expliquer ces différences de piégeage dans l'écume, mais l'origine des spores pourrait également être en cause (p. ex., le bois flottant ou les litières terrestres en bordure de rivière). Ces réserves étant formulées, la récolte d'écume reste une méthode pratique d'échantillonnage des rivières. Il suffit de récolter l'écume à l'aide d'une écumoire, par exemple, et de la fixer avec un mélange d'alcool,

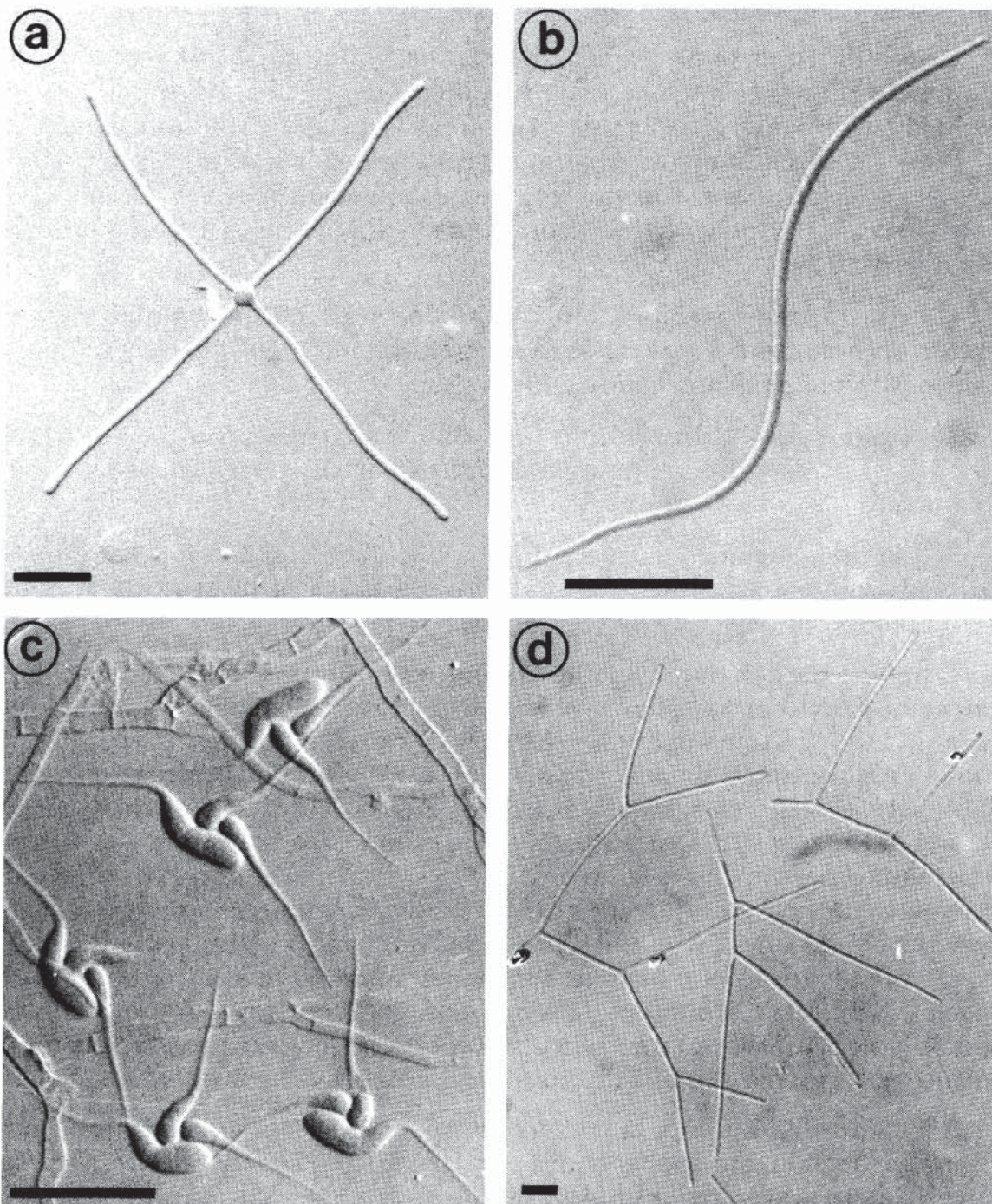


Planche 1 - Conidies d'hyphomycètes aquatiques (microscopie en contraste interférentiel, échelle = 25 μ m). a: *Lemonnieria centrosphaera* (CERR 79.134). b: *Flagellospora curvula* (CERR 30.137). c: *Gyoerffyella gemellipara* (CERR 30.75). d: *Varicosporium giganteum* (CERR 29.81).

Plate 1 - Interference light micrographs of aquatic hyphomycetes conidia (bar = 25 μ m). a: *Lemonnieria centrosphaera* (CERR 79.134). b: *Flagellospora curvula* (CERR 30.137). c: *Gyoerffyella gemellipara* (CERR 30.75). d: *Varicosporium giganteum* (CERR 29.81).

d'acide acétique et de formol (Ingold, 1975) ou de la répartir simplement sur une gélose pour un isolement ultérieur des espèces. Au moyen de cette technique, nous avons pu identifier jusqu'à 59 espèces Ingoldiennes dans l'écume d'une rivière de montagne (Descals & Chauvet, 1992).

Distribution et habitat

L'identification relativement aisée de ces champignons a rendu possible l'inventaire de nombreuses rivières dans différentes parties du monde et, par là même, le développement de certaines notions sur la distribution géographique des espèces. Ces champignons sont répartis dans le monde entier, de nombreuses espèces communes de nos régions étant cosmopolites. D'après Wood-Eggenschwiler & Bärlocher (1985), on peut distinguer trois types d'espèces, selon leur distribution:

1°) des espèces à répartition mondiale, mais plus communes en région tempérée froide comme *Tetracladium marchalianum* Ingold ou en région tropicale comme *Triscelophorus monosporus* Ingold,

2°) des espèces à distribution latitudinale marquée comme *Culicidospora aquatica* Petersen en zone tempérée ou *Flabellospora verticillata* Alasoadura en zone tropicale.

3°) enfin, quelques espèces limitées à leur localité-type. Dans cette catégorie se trouvent également les nombreuses espèces dont la distribution est imparfaitement connue.

L'habitat des hyphomycètes aquatiques sous nos climats correspond typiquement aux rivières forestières, oxygénées, fraîches et oligotrophes. C'est la raison pour laquelle dans le sud-ouest de la France, par exemple, on les trouve davantage en zone montagnarde qu'en région de plaine. Toutefois, ces champignons ont été également signalés dans des milieux aquatiques aussi variés que les lacs, les étangs et les canaux, ainsi que dans les estuaires dont certaines espèces semblent supporter la salinité (Sridhar & Kaveriappa, 1988). Si les hyphomycètes aquatiques affectionnent les rivières oligotrophes, c'est probablement parce qu'une forte augmentation des concentrations en nutriments (nitrate et phosphate) peut favoriser d'autres microorganismes, comme les algues et les bactéries, dominant la compétition avec les hyphomycètes. Nous avons d'ailleurs observé qu'une eutrophisation des cours d'eau s'accompagnait fréquemment d'une diminution du nombre d'espèces d'hyphomycètes.

Sous nos latitudes, la diversité spécifique est maximale pour des températures de cours d'eau voisines de 10-15°C, alors que ces champignons présentent des températures optimales de croissance en culture pure supérieures de 10°C environ. Cette différence est sans doute la conséquence de compétitions intenses dans le milieu naturel; Webster et al. (1976) citent un phénomène similaire pour deux espèces d'hyphomycètes dont la culture mixte présente un optimum abaissé de 15°C par rapport à ceux des cultures pures. Cette capacité des hyphomycètes de se développer à basse température leur permet d'occuper une niche écologique particulière et représente une stratégie d'adaptation. Cet effet de la température est apparu nettement dans une étude sur la distribution des communautés dans le sud-ouest de la France (Chauvet, 1991). Dans une analyse factorielle des correspondances basée sur l'abondance relative des espèces, celles-ci étaient réparties en deux groupes en fonction d'un gradient de la température. Le plus petit de ces groupes renfermait des espèces comme *Lunulospora curvula* Ingold et *Triscelophorus monosporus*, caractéristiques des régions tropicales et apparaissant dans notre région seulement dans les cours d'eau de plaine et au cours de la période la plus chaude de l'année.

D'une façon générale, la qualité de l'eau peut influencer la composition des communautés d'hyphomycètes. Plusieurs travaux tendent à montrer qu'un pH faiblement acide est favorable à une diversité spécifique maximale et que le

nombre d'espèces d'hyphomycètes diminue nettement lorsque le pH des rivières s'élève au-dessus de 7 (Bärlocher, 1987; Wood-Eggenschwiler & Bärlocher, 1983). D'autres facteurs, plus ou moins liés au pH, sont probablement impliqués (alcalinité et teneur en calcium de l'eau, géologie du substrat, nature de la végétation riveraine) sans qu'il soit toujours possible dans les conditions naturelles de déterminer l'influence respective du pH et de chacun de ces facteurs (Suberkropp, 1992a).

Dans la plupart des rivières et à toutes saisons, un inoculum potentiel constitué de quelques conidies d'hyphomycètes est véhiculé par le courant. Dans les heures et les jours qui suivent la chute des litières dans le cours d'eau, ces litières vont être rapidement colonisées. Pour plusieurs espèces, 30 minutes suffisent pour que les conidies commencent à germer (Read et al., 1990). Le mycélium est produit à la surface et à l'intérieur des tissus foliaires et après une à deux semaines environ les premiers conidiophores apparaissent et commencent à libérer les conidies en grand nombre. Pour exemple, une rondelle de feuille de diamètre 1 cm peut porter jusqu'à 100 000 conidies de différentes espèces après deux à trois semaines d'incubation. C'est évidemment à cette période, généralement vers la fin de l'automne, que l'on trouvera le plus de conidies dans la rivière (jusqu'à plusieurs milliers ou dizaines de milliers par litre d'eau). Cette augmentation d'activité forte et extrêmement rapide des hyphomycètes aquatiques est consécutive à l'apport de feuilles mortes. La chronologie de ce cycle est influencée par la phénologie des forêts riveraines et varie donc en fonction de la latitude.

IMPLICATIONS DANS L'ÉCOLOGIE DES RIVIÈRES

Si les hyphomycètes occupent une place à part parmi les champignons aquatiques du fait du nombre considérable de travaux qui leur sont consacrés, c'est parce qu'au cours des vingt dernières années l'importance fondamentale de ce groupe de champignons dans le fonctionnement des rivières est devenue de plus en plus évidente.

Dès 1912, Thienemann avait montré l'importance de la matière organique d'origine terrestre dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau courante. Plus tard, les travaux de Hynes (1963) et de Minshall (1967, 1968) allaient contribuer à préciser et illustrer ce rôle fondamental. En référence à ces études, de nombreux chercheurs se sont alors engagés à définir la part prise par cette matière organique allochtone dans le bilan énergétique des rivières. Ces études sont généralement limitées aux petits cours d'eau, particulièrement en raison de la difficulté à aborder un système vaste et complexe de grande rivière. On estime qu'en moyenne 500 g m⁻² de matériel allochtone, dont 70% de feuilles mortes, arrivent annuellement dans les petits cours d'eau forestiers (Bird & Kaushik, 1981). Naturellement cet apport est très variable selon les rivières: en milieu désertique ou prairial, il devient faible voire négligeable en comparaison des sources de matière organique autochtone. On considère par contre que les apports de litière représentent 50 à 90% du bilan énergétique des petits cours d'eau forestiers. Ainsi les rivières de faible dimension apparaissent fondamentalement de nature hétérotrophe, contrairement aux rivières plus importantes qui sont autotrophes. Dans les premières, la production primaire aquatique limitée par l'ombrage des rives est négligeable devant l'importance des apports terrestres; dans les secondes, la largeur du lit augmentant, l'importance de la végétation riveraine comme source d'énergie diminue devant celle de la matière organique autochtone représentée par les algues et les plantes aquatiques

(Cummins, 1979; Fisher & Likens, 1973; Hynes, 1970, 1975). La théorie du continuum fluvial (Vannote et al., 1980) précise que les très grands fleuves peuvent revenir à l'hétérotrophie en raison d'une forte turbidité limitant la production primaire; les sources d'énergie correspondent alors essentiellement aux fines particules de matière organique venant de l'amont. Quelques études prouvent que le rôle des litières dans le fonctionnement des rivières n'est pas seulement alimentaire mais que le bois, les branches, les brindilles et les écorces assurent également la stabilité du lit et des berges et procurent des substrats et des abris pour les invertébrés et les poissons.

Les travaux de Kaushik & Hynes (1971) et de Petersen & Cummins (1974) ont montré que la décomposition des feuilles mortes dans les rivières suit schématiquement trois étapes: (1) une courte période de perte de composés hydrosolubles par lessivage, (2) une phase de colonisation par les bactéries et les champignons conduisant au "conditionnement" des litières, (3) une période de fragmentation et d'assimilation par les invertébrés aquatiques. Les avis divergent quant à l'incidence réelle de ces invertébrés sur la dégradation de la litière immergée. En revanche il est certain que cette matière organique terrestre constitue, sous différentes formes, la base de l'alimentation de la majorité des peuplements d'invertébrés des rivières. Merritt & Cummins (1984) ont ainsi classé les taxons d'insectes aquatiques en groupes fonctionnels, en rapport avec leurs source et mode d'alimentation et l'utilisation des détritus de différentes dimensions. Ces relations sont illustrées dans de multiples travaux (cf. Anderson & Sedell, 1979). La plupart des études soulignent l'importance d'une "préparation" des litières par les microorganismes avant toute colonisation et assimilation par les invertébrés benthiques.

C'est dans ce contexte que les hyphomycètes aquatiques ont reçu l'attention des écologistes en raison de leur rôle déterminant dans le processus de décomposition. En fait, les travaux des vingt dernières années suivent globalement deux grandes orientations correspondant aux deux mécanismes d'intervention de ces champignons: une activité directe transformant les litières en matière organique particulaire, en composés dissous et en CO_2 et une activité indirecte, de "conditionnement" permettant la dégradation des litières par les invertébrés (figure 1). Ceci est évidemment une simplification car les deux processus se superposent généralement et interagissent même très étroitement dans la nature.

Les hyphomycètes aquatiques, en tant que décomposeurs

C'est seulement récemment que les hyphomycètes aquatiques ont été considérés comme des décomposeurs à part entière. En employant les méthodes adéquates on a pu mettre précisément en évidence leur abondance et leur activité sur les litières. Au moyen d'une technique chromatographique, Gessner (1991) a estimé la biomasse des hyphomycètes aquatiques sur les litières par dosage de l'ergostérol, stérol spécifique des champignons. Des teneurs en ergostérol variant entre 3 et 10 mg par g de biomasse fongique ont été relevées à partir de différentes souches d'hyphomycètes cultivées en laboratoire. La combinaison de ces chiffres et des concentrations en ergostérol mesurées sur les litières indique que la biomasse fongique représente jusqu'à 10% de la masse des feuilles mortes en décomposition dans une rivière (Gessner & Schwoerbel, 1991). Une telle importance n'avait encore jamais été démontrée dans les rivières; d'un point de vue strictement pondéral, les hyphomycètes aquatiques représenteraient ainsi le premier groupe associé aux litières, bien avant les

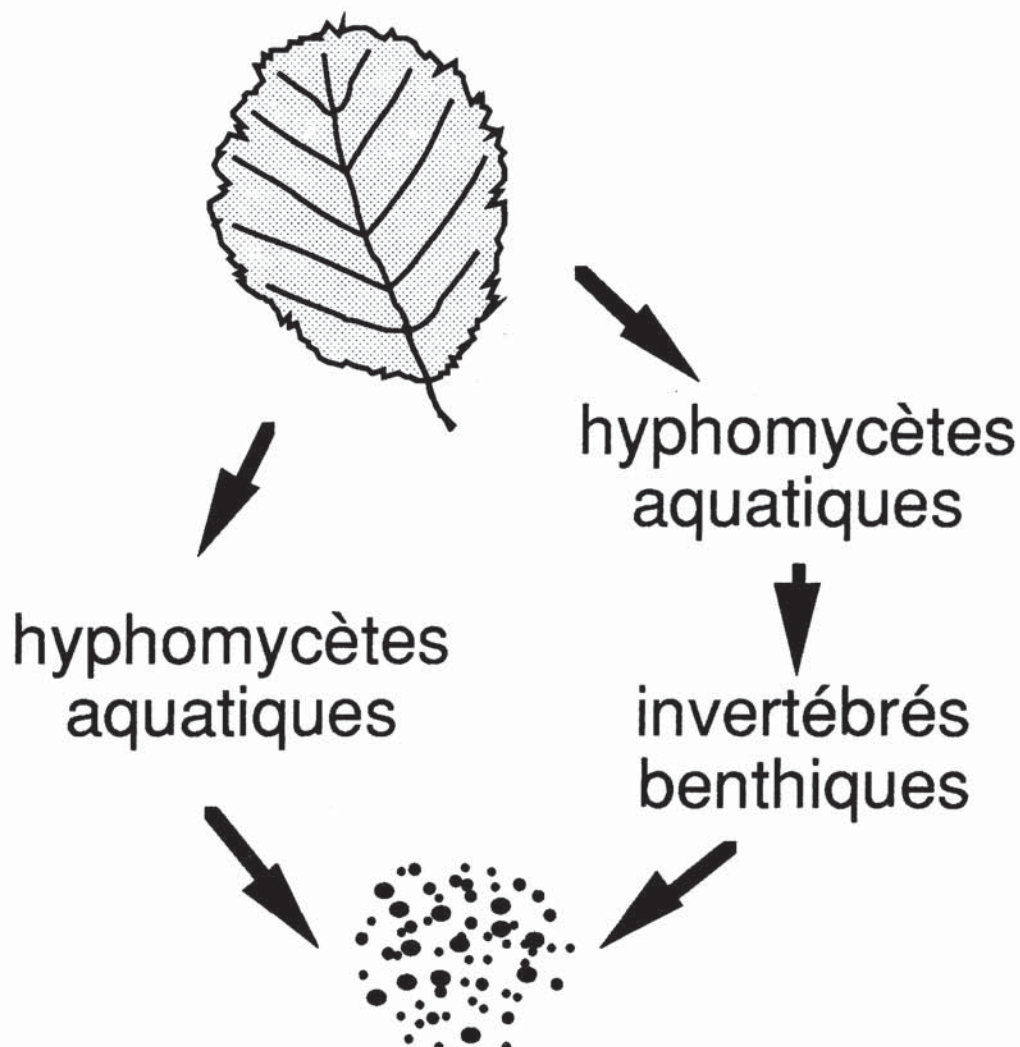


Figure 1 - Modèle simplifié d'intervention des hyphomycètes aquatiques dans la décomposition des litières.

Figure 1 - Simplified model of aquatic hyphomycetes involvement in litter decomposition.

invertébrés aquatiques. Cette importance de la biomasse fongique a d'ailleurs été souvent mise en évidence dans les sols.

En dehors des études montrant l'importance quantitative des hyphomycètes, plusieurs travaux ont été directement consacrés à l'activité enzymatique de ces champignons (cf. Hasija & Singhal, 1991). Le matériel végétal en décomposition dans les milieux aquatiques est caractérisé par différents constituants en proportions variables et présente en particulier un fort pourcentage de deux groupes de polymères réfractaires, la cellulose et la lignine. La décomposition de la cellulose par les hyphomycètes a été largement étudiée. Les enzymes de type endoglucanase ont été détectés à plusieurs reprises chez de nombreuses espèces (tableau 1). La dégradation de différents polysaccharides (xanthane, lichenane, xylane, mannane, mannose, carraghénane, cellobiose) a été signalée chez certaines souches d'hyphomycètes (Suberkropp et al., 1983; Zare-Maivan & Shearer, 1988; Zemek et al., 1985). Quelques travaux, par des méthodes différentes, mettent en évidence une dégradation de la lignine par les hyphomycètes aquatiques. Fisher et al. (1983) ainsi que Zare-Maivan & Shearer (1988) ont montré une déphénolisation partielle de lignines synthétiques par certaines espèces tandis que Zemek et al. (1985) décrivent une activité ligninase

chez la plupart des hyphomycètes testés. La dégradation de l'acide tannique est l'indice d'une activité polyphénol-oxydasique, responsable de la dégradation de la lignine par ces champignons (Abdullah & Taj-Aldeen, 1989; Zare-Maivan & Shearer, 1988). Les parois cellulaires du matériel végétal sont composées en grande partie de substances pectiques dont la dégradation est responsable de la macération des litières. Les deux enzymes de la pectinolyse mis en évidence chez les hyphomycètes aquatiques sont la pectine-lyase et la polygalacturonase. On a également détecté chez ces champignons une activité dans la dégradation d'autres constituants de la matière végétale: protéines, lipides et amidon (tableau 1).

Celluloses, hémicelluloses et polysaccharides: 1, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15.

Lignines et phénols: 1, 7, 14, 15.

Pectines: 2, 3, 4, 6, 10, 12, 13, 14, 15.

Lipides: 1, 14.

Protéines: 1, 12, 14.

Amidon: 1, 6, 14, 15.

1: Abdullah & Taj-Aldeen (1989). 2: Butler & Suberkropp (1986). 3: Chamier & Dixon (1982). 4: Chamier et al. (1984). 5: Chauvet & Mercé (1988). 6: Danninger et al. (1979). 7: Fisher et al. (1983). 8: Jones (1981). 9: Singh (1982). 10: Suberkropp & Klug (1980). 11: Suberkropp & Klug (1981). 12: Suberkropp et al. (1983). 13: Suberkropp & Arsuffi (1984). 14: Zare-Maivan & Shearer (1988). 15: Zemek et al. (1985).

Tableau 1 - Constituants végétaux dégradés par les hyphomycètes aquatiques, d'après la littérature.

Table 1 - Plant matter constituents degraded by aquatic hyphomycetes, according to the literature.

Le mécanisme de décomposition des litières sous l'action des hyphomycètes aquatiques a été particulièrement mis en évidence par Suberkropp & Klug (1980). Après quelques semaines de développement du mycélium sur des feuilles mortes, l'activité enzymatique est maximale. Le parenchyme foliaire est alors macéré, ramolli (en particulier sous l'action des pectine-lyases) ce qui entraîne la libération d'une matière organique particulière fine constituée de cellules végétales, de fragments mycéliens et de spores. A terme, ceci aboutit à la "squelettisation" des feuilles mortes dont les nervures restent peu dégradées. Il semble par ailleurs qu'un pH et une teneur en calcium élevés dans le milieu soient favorables à cette activité enzymatique et à la macération des litières (Chamier & Dixon, 1982; Suberkropp & Klug, 1980). Ainsi l'activité de ces champignons serait plus grande dans les rivières aux eaux alcalines.

Suberkropp (1991) a montré que les taux de sporulation des hyphomycètes aquatiques (*in vitro* sur deux espèces et *in situ* sur les communautés de deux rivières) étaient maximaux après une période d'incubation de 15 à 19 jours. Cette augmentation de la sporulation s'accompagnait corrélativement d'un accroissement de la biomasse et des taux de respiration fongique. Ceci dénote une activité particulièrement rapide de ces champignons dont le cycle sur les litières peut être bouclé en deux à trois semaines seulement.

Les hyphomycètes aquatiques, maillon des réseaux trophiques

En produisant une matière organique en fines particules à partir des litières en décomposition, l'activité des hyphomycètes aquatiques permet l'ali-

mentation des invertébrés collecteurs et collecteurs-filtreurs qui abondent dans le cours moyen des rivières. La théorie du continuum fluvial (Vannote et al., 1980) précise en effet que les communautés d'invertébrés sont organisées et distribuées le long des cours d'eau de façon optimale du point de vue de l'utilisation de l'énergie. C'est ainsi que la partie moyenne des cours d'eau, collectant les nombreuses particules végétales provenant de la décomposition des litières des petites rivières de l'amont, est caractérisée par des peuplements d'invertébrés adaptés à l'assimilation de ces fragments végétaux transformés et enrichis par l'activité microbienne. Ces invertébrés collectant les particules sur le fond de la rivière ou les filtrant dans l'eau au moyen de divers dispositifs dépendent indirectement de l'activité des hyphomycètes aquatiques.

Mais c'est davantage à l'effet de conditionnement avant une assimilation par les invertébrés dilacérateurs que les écologistes font référence en plaçant les hyphomycètes aquatiques comme des "intermédiaires" dans les flux d'énergie dans les rivières (Bärlocher & Kendrick, 1976). Nous savons que l'apport de litière est maximal dans la partie amont des réseaux hydrographiques. Dans ces petits cours d'eau, les communautés d'invertébrés sont dominées par les dilacérateurs qui ont la capacité de découper, déchiqueter, broyer les litières et peuvent assimiler de grands fragments végétaux. Au cours des premiers jours et des toutes premières semaines de la décomposition, quand les litières ne sont pas encore désintégrées mais que la biomasse fongique est bien développée, les invertébrés dilacérateurs ont une activité maximale sur les feuilles mortes. De nombreuses expériences ont montré que ces invertébrés préfèrent les feuilles conditionnées par les champignons à des feuilles non colonisées. On a même décelé une préférence des gammarès et des trichoptères pour certaines espèces fongiques (Bärlocher & Kendrick, 1973; Butler & Suberkropp, 1986; Suberkropp et al., 1983). Des expériences montrent que ceux-ci sont capables de choisir et de se nourrir sélectivement sur les parties de la feuille colonisées par telle ou telle espèce fongique. En modifiant la qualité alimentaire des litières, les hyphomycètes aquatiques peuvent en outre affecter les taux de croissance des invertébrés. On constate généralement que le mycélium de ces champignons est assimilé plus efficacement que la litière non conditionnée et que les taux d'assimilation varient selon les espèces d'hyphomycètes. Cependant, si la biomasse fongique contribue directement à la nutrition des invertébrés dilacérateurs, sa part précise dans leur alimentation reste difficilement appréciable (Suberkropp, 1992b). En consommant les litières, les invertébrés peuvent en retour contrôler le développement des hyphomycètes et les relations existant entre les deux groupes d'organismes s'apparentent alors à des phénomènes de compétition (Bärlocher, 1980).

Ainsi, la colonisation fongique provoque non seulement la dégradation des polymères réfractaires et leur transformation en unités plus petites, mieux assimilables, mais elle permet aussi d'associer aux litières une quantité de protéines fongiques (et donc d'azote) très intéressante pour le métabolisme des invertébrés aquatiques. Les hyphomycètes aquatiques constituent le maillon indispensable entre, d'une part, l'apport de litière qui constitue la source principale d'énergie pour la rivière et, d'autre part, les invertébrés aquatiques et avec eux tout le reste de la chaîne alimentaire. Ainsi cette fonction d'intermédiaire des hyphomycètes aquatiques apparaît essentielle au recyclage des éléments et au métabolisme général de l'écosystème.

RÉFÉRENCES

- ABDULLAH S.K. and TAJ-ALDEEN S.J. , 1989 - Extracellular enzymatic activity of aquatic and aero-aquatic conidial fungi. *Hydrobiologia* 174: 217-223.
- ABDULLAH S.K., DESCALS E. and WEBSTER J., 1981 - Teleomorphs of three aquatic Hyphomycetes. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 77: 475-483.
- ANDERSON N.H. and SEDELL J.R., 1979 - Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 24: 351-377.
- BANDONI R.J., 1981 - Aquatic hyphomycetes from terrestrial litter. In: D.T. Wicklow & G.C. Carrol, *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. New York, M. Dekker: 693-708.
- BÄRLOCHER F. and KENDRICK B., 1973 - Fungi and food preferences of *Gammarus pseudolimnaeus*. *Arch. Hydrobiol.* 72: 501-516.
- BÄRLOCHER F. and KENDRICK B., 1974 - Dynamics of the fungal populations on leaves in a stream. *J. Ecol.* 62: 761-791.
- BÄRLOCHER F. and KENDRICK B., 1976 - Hyphomycetes as intermediaries of energy flow in streams. In: E.B.G. Jones, *Recent advances in aquatic mycology*. London, Elek: 435-446.
- BÄRLOCHER F., 1980 - Leaf-eating invertebrates as competitors of aquatic hyphomycetes. *Oecologia* 47: 303-306.
- BÄRLOCHER F., 1982 - On the ecology of Ingoldian fungi. *BioScience* 32: 581-586.
- BÄRLOCHER F., 1987 - Aquatic hyphomycete spora in 10 streams in New Brunswick and Nova Scotia. *Canad. J. Bot.* 65: 76-79.
- BIRD G.A. and KAUSHIK N.K., 1981 - Coarse particulate organic matter in streams. In: Lock M.A. & D.D. Williams, *Perspectives in running water ecology*. New-York, Plenum Press: 41-68.
- BUTLER S.K. and SUBERKROPP K., 1986 - Aquatic hyphomycetes on oak leaves: comparison of growth, degradation and palatability. *Mycologia* 78: 922-928.
- CHAMIER A.-C. and DIXON P.A., 1982 - Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes: the enzymes and leaf maceration. *J. Gen. Microbiol.* 128: 2469-2483.
- CHAMIER A.-C. , DIXON P.A. and ARCHER S.A., 1984 - The spatial distribution of fungi on decomposing alder leaves in a freshwater stream. *Oecologia* 64: 92-103.
- CHAUVET E. et MERCÉ J., 1988 - Hyphomycètes aquatiques: importance dans la décomposition des litières. *Rev. Sci. Eau* 1: 203-216.
- CHAUVET E., 1990 - Hyphomycètes aquatiques du sud-ouest de la France. *Gaussenia* 6: 3-31.
- CHAUVET E., 1991 - Aquatic hyphomycete distribution in South-Western France. *J. Biogeogr.* 18: 699-706.
- CHAUVET E., 1992 - Dynamique saisonnière des spores d'hyphomycètes aquatiques de quatre rivières. *Nova Hedwigia* 54: 379-395.
- CUMMINS K.W., 1979 - The natural stream ecosystem. In: Ward J.V. & J.A. Stanford, *The ecology of regulated streams*. New York, Plenum Press: 7-24.
- DANNINGER E., MESSNER K. und ROHR M., 1979 - Untersuchungen über den biologischen Abbau organischer naturstoffe durch aquatische hyphomyceten. *Zbl. Bakt. Hyg., 1. Abt. Orig. B* 169: 282-286.
- DESCALS E. et CHAUVET E., 1992 - Diversité des champignons Ingoldiens de quelques rivières du sud-ouest de la France. *Nova Hedwigia* 54: 83-96.
- FISHER P.J., DAVEY R.A. and WEBSTER J. , 1983 - Degradation of lignin by aquatic and aero-aquatic Hyphomycetes. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 80: 166-168.

- FISHER S.G. and LIKENS G.E., 1973 - Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an interactive approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* 43: 421-439.
- GESSNER M.O., 1991 - Differences in processing dynamics of fresh and dried leaf litter in a stream ecosystem. *Freshwat. Biol.* 26: 387-398.
- GESSNER M.O. and SCHWOERBEL J., 1991 - Fungal biomass associated with decaying leaf litter in a stream. *Oecologia* 87: 602-603.
- HASIJA S.K. and SINGHAL P.K., 1991 - Degradation of plant litter by aquatic hyphomycetes. In: Arora D.K., Rai B., Mukerji K.G. & Knudsen G.R., *Handbook of Applied Mycology*. New-York, M. Dekker: 491-505.
- HYNES H.B.N., 1963 - Imported organic matter and secondary productivity in streams. *Proc. 16th Int. Congr. Zool.* 3: 324-329.
- HYNES H.B.N., 1970 - *The ecology of running waters*. Toronto, Univ. Toronto Press, 555 p.
- HYNES H.B.N., 1975 - The stream and its valley. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 1687-1692.
- INGOLD C.T., 1942 - Aquatic hyphomycetes of decaying alder leaves. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 25: 339-415.
- INGOLD C.T., 1975 - *An Illustrated Guide to Aquatic and Water-borne Hyphomycetes (Fungi Imperfecti) with Notes on their Biology*. Sci. Publ. No. 30, Freshwater Biological Association, 96 p.
- IQBAL S.H. and WEBSTER J., 1973 - The trapping of aquatic hyphomycete spores by air bubbles. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60: 37-48.
- JONES E.B.G., 1981 - Observations on the ecology of lignicolous aquatic hyphomycetes. In: D.T. Wicklow & G.C. Carroll, *The fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem*. New-York, M. Dekker: 731-742.
- KAUSHIK N.K. and HYNES H.B.N., 1968 - Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments. *J. Ecol.* 56: 229-243.
- KAUSHIK N.K. and HYNES H.B.N., 1971 - The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465-515.
- MERRITT R.W. and CUMMINS K.W., 1984 - *An introduction to the aquatic insects of North America*. 2nd ed., Dubuque, Iowa, Kendall/Hunt Publishing Company, 722p.
- MINSHALL G.W., 1967 - Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology* 48: 139-149.
- MINSHALL G.W., 1968 - Community dynamics of the benthic fauna in a woodland springbrook. *Hydrobiologia* 32: 305-339.
- PETERSEN R.C. and CUMMINS K.W., 1974 - Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.* 4: 343-368.
- READ S.J., MOSS S.T. and JONES E.B.G., 1990 - Attachment and germination of aquatic hyphomycete conidia. *4th Internat. Mycol. Cong.*, 28 Aug.-3 Sept., Regensburg, Germany.
- SINGH N., 1982 - Cellulose decomposition by some tropical aquatic hyphomycetes. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 79: 550-561.
- SRIDHAR K.R. and KAVERIAPPA K.M., 1987 - Occurrence and survival of aquatic hyphomycetes under terrestrial conditions. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 89: 606-609.
- SRIDHAR K.R. and KAVERIAPPA K.M., 1988 - Occurrence and survival of aquatic hyphomycetes in brackish and sea water. *Arch. Hydrobiol.* 113: 153-160.
- SUBERKROPP K. and KLUG M.L., 1976 - Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 707-719.
- SUBERKROPP K. and KLUG M.L., 1980 - The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. *Canad. J. Bot.* 58: 1025-1031.

- SUBERKROPP K. and KLUG M.L., 1981 - Degradation of leaf litter by aquatic hyphomycetes. In: D.T. Wicklow & G.C. Carroll, *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. New York, M. Dekker: 761-775.
- SUBERKROPP K., ARSUFFI T.L. and ANDERSON J.P., 1983 - Comparison of degradative ability, enzymatic activity, and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Appl. Environ. Microbiol.* 46: 237-244.
- SUBERKROPP K. and ARSUFFI T.L., 1984 - Degradation, growth, and changes in palatability of leaves colonized by six aquatic hyphomycete species. *Mycologia* 76: 398-407.
- SUBERKROPP K., 1991 - Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter. *Mycol. Res.* 95: 843-850.
- SUBERKROPP K., 1992a - Aquatic hyphomycete communities. In: G.C. Carroll & D.T. Wicklow, *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. New York, M. Dekker (sous presse).
- SUBERKROPP K., 1992b - Interactions with invertebrates. In: F. Bärlocher, *The ecology of aquatic hyphomycetes*. Ecological studies series, Springer Verlag (sous presse).
- THIENEMANN A., 1912 - Der Bergbach des Sauerlandes. *Int. Rev. Ges. Hydr. Suppl.* 4: 1-125.
- TRISKA F.J., 1970 - Seasonal distribution of aquatic hyphomycetes in relation to the disappearance of leaf litter from a woodland stream. Ph. D. Thesis, Univ. of Pittsburgh, Pennsylvania, 189 p.
- VANNOTE R.J., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R. and CUSHING C.E., 1980 - The river continuum concept. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- WEBSTER J., 1959 - Experiments with spores of aquatic hyphomycetes I. Sedimentation and impaction on smooth surfaces. *Annals Bot.* 23: 595-610.
- WEBSTER J., MORAN S.T. and DAVEY R.A., 1976 - Growth and sporulation of *Tricladium chaetocladium* and *Lunulospora curvula* in relation to temperature. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 67: 491-549.
- WEBSTER J. and DESCALS E., 1979 - The teleomorphs of water-borne hyphomycetes from fresh water. In: W.B. Kendrick, *The whole fungus*. Ottawa, Nat. Mus. Canada: 419-451.
- WEBSTER J. and DESCALS E., 1981 - Morphology, distribution, and ecology of conidial fungi in freshwater habitats. In: Cole G.C. & Kendrick B., *Biology of the Conidial Fungi*: 1. Academic Press, Inc.: 295-355.
- WEBSTER J. and DAVEY R.A., 1984 - Sigmoid conidial shape in aquatic fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 83: 43-52.
- WEBSTER J., SCHEUER CH. and OM-KALTHOUM KHATTAB S., 1991 - *Hydrocina chaetocladia* gen. et sp. nov., the teleomorph of *Tricladium chaetocladium*. *Nova Hedwigia* 52: 65-72.
- WOOD-EGGENSCHWILER S. and BÄRLOCHER F., 1983 - Aquatic hyphomycetes in sixteen streams in France, Germany and Switzerland. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 81: 371-379.
- WOOD-EGGENSCHWILER S. and BÄRLOCHER F., 1985 - Geographical distribution of Ingoldian fungi. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 2780-2785.
- ZARE-MAIVAN H. and SHEARER C.A., 1988 - Extracellular enzyme production and cell wall degradation by freshwater lignicolous fungi. *Mycologia* 80: 365-375.
- ZEMEK J., MARVANOVÁ L., KUNIAK L. and KADLECIKOVÁ B., 1985 - Hydrolytic enzymes in aquatic Hyphomycetes. *Folia Microbiol.* 30: 363-372.